Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **8**, 1986,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 301-323.

Modèle de développement pour des feuilles basipètes de Dicotylédones

B. JEUNE

Résumé : Un modèle mathématique simple du fonctionnement de la zone organogène de jeunes ébauches, pendant la formation des territoires latéraux, est proposé. Il fournit une estimation rapide des paramètres essentiels (taux de croissance, variations d'index mitotique) et une explication satisfaisante de la forme de la région étudiée. Son usage devrait permettre une analyse indirecte mais fine de l'organogenèse foliaire.

Summary : A simple mathematical model for the activity of the organogenetic region of young leaves, during lateral elements organogenesis is proposed. It provides an easy estimation for some essential growth parameters (elemental growth rates, mitotic index changes) and a good explanation of the shape for the organogenetic zone. An indirect but detailed study of organogenesis seems possible by using this model.

Bernard Jeune, Laboratoire de Phytologie quantitative, Université P. & M. Curie, 7, Quai St Bernard, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Des observations antérieures (JEUNE, 1981) nous conduisent à adopter un modèle empirique particulier pour expliquer la forme de nombreuses feuilles de dicotylédones. Ce modèle insiste particulièrement sur l'activité morphogénétique d'une région limitée de l'ébauche, activité de courte durée mais essentielle puisqu'elle met en place les principaux territoires qui constitueront la feuille adulte.

Si ce schéma est correct, formaliser l'activité de croissance dans cette zone morphogénétique permettra de simuler l'établissement de la forme et d'en analyser plus facilement les caractéristiques. Comme l'indique ERICKSON (1976) : « Traditionally, plant growth has been discussed in terms of growth curves and growth equations. The equations sometimes have little theoretical value, but may be useful for prediction or estimation ». Dans cet esprit, nous recherchons des équations permettant une bonne description de l'établissement de la forme foliaire.

Ce genre d'approche est celui déjà suivi par plusieurs auteurs, dont MAKSYMOWYCH (1973), WILLIAMS (1975) et DALE (1982) pour ne citer que des synthèses récentes. Ce qui distingue la démarche de ces auteurs de la nôtre est leur volonté d'étudier la feuille globalement alors que nous visons la modélisation d'une partie seulement du processus de la morphogenèse. Les postulats acceptés (voir ci-dessous) permettent l'emploi de calculs assez sim-

ples. Pour un exposé général des méthodes concernant l'analyse des courbes de croissance voir, par exemple, SILK & ERICKSON (1979), CAUSTON & VENUS (1981), SKALAK et al. (1982), GANDAR (1983 a et b), SILK (1984).

MODÈLE POUR L'ORGANOGENÈSE

I. DOMAINE D'APPLICATION DU MODÈLE

Nous traiterons ici le cas de feuilles pennées à développement basipète. Nous chercherons la loi du déplacement de chaque point de la région organogène, pendant le fonctionnement des centres générateurs de lobes (Pl. 1).

Nous choisissons comme postulats de base les points suivants, qui sont généralement acceptés :

1. Dans la zone organogène, pendant le temps considéré, les taux d'accroissement par unité de surface et de temps sont quasi constants (croissance quasi exponentielle), ce qui résulte des points 2 et 3 suivants.
2. Dans la région étudiée les cellules forment un phragmoblastème homogène (HAGEMANN, 1982).
3. Pendant le temps de l'analyse le processus de croissance est stable et invariant.
4. Les deux demi-feuilles sont semblables.

Pourquoi ce choix ? Un processus stable, stationnaire, se caractérise par l'identité des approches euleriennes et lagrangiennes (SILK & ERICKSON, 1979). En un mot, les paramètres du mouvement sont identiques pour un point matériel suivi au cours du temps (approche lagrangienne) et pour l'ensemble des points de l'espace à un instant donné (approche eulerienne). Par suite, les équations du mouvement d'un point, au cours du temps, sont aussi celles de l'ensemble des points à un instant donné. Ces équations, appliquées aux points de la marge, nous fournirons la silhouette de l'ébauche. Nous pourrons donc comparer la silhouette réelle à la silhouette simulée ; si elles coïncident, les paramètres des équations fourniront des estimations de la croissance réelle de l'ébauche observée.

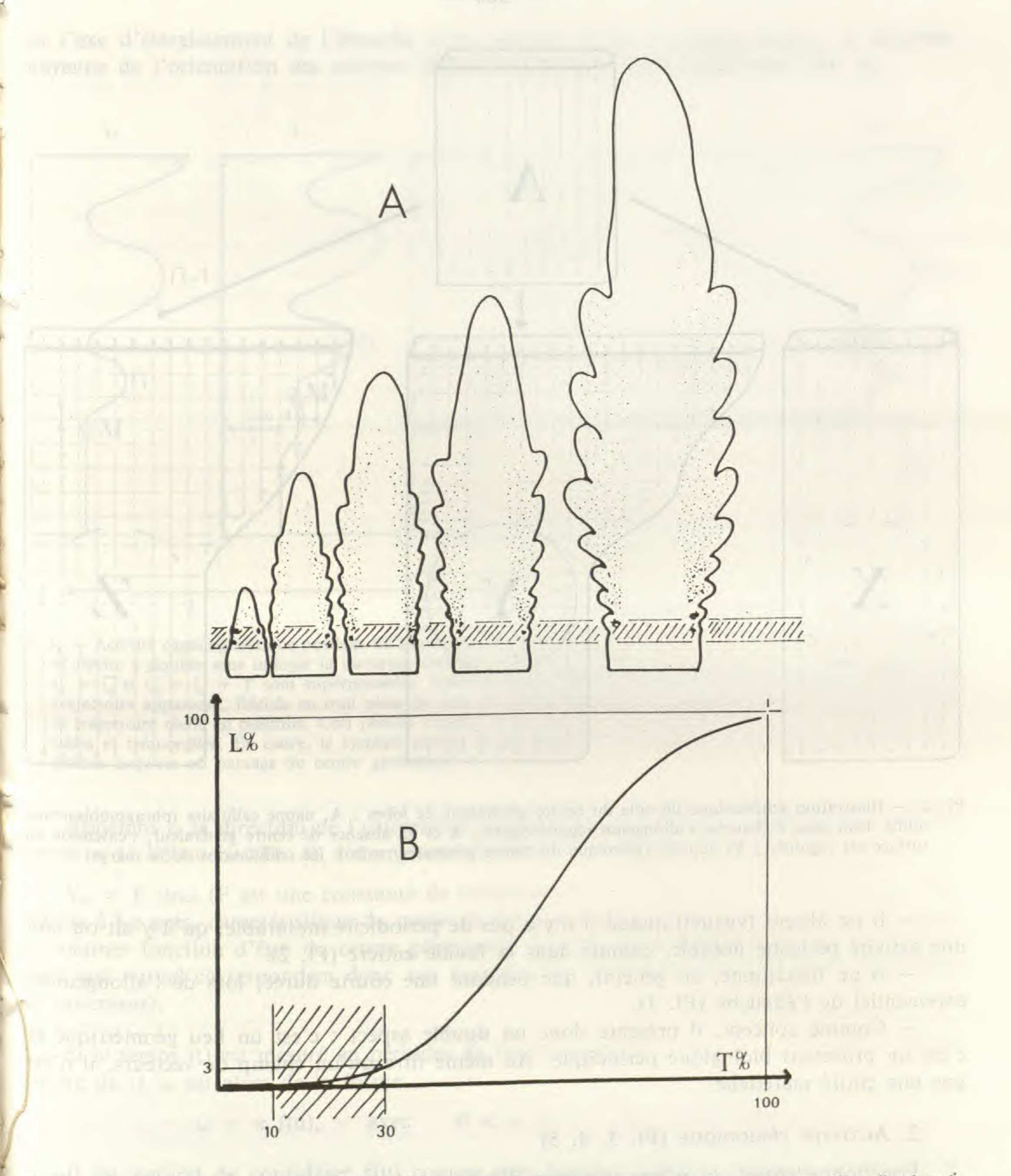
II. ÉTUDE DU CENTRE GÉNÉRATEUR DE LOBES

1. PROPRIÉTÉS GÉNÉRALES (Pl. 1, 2)

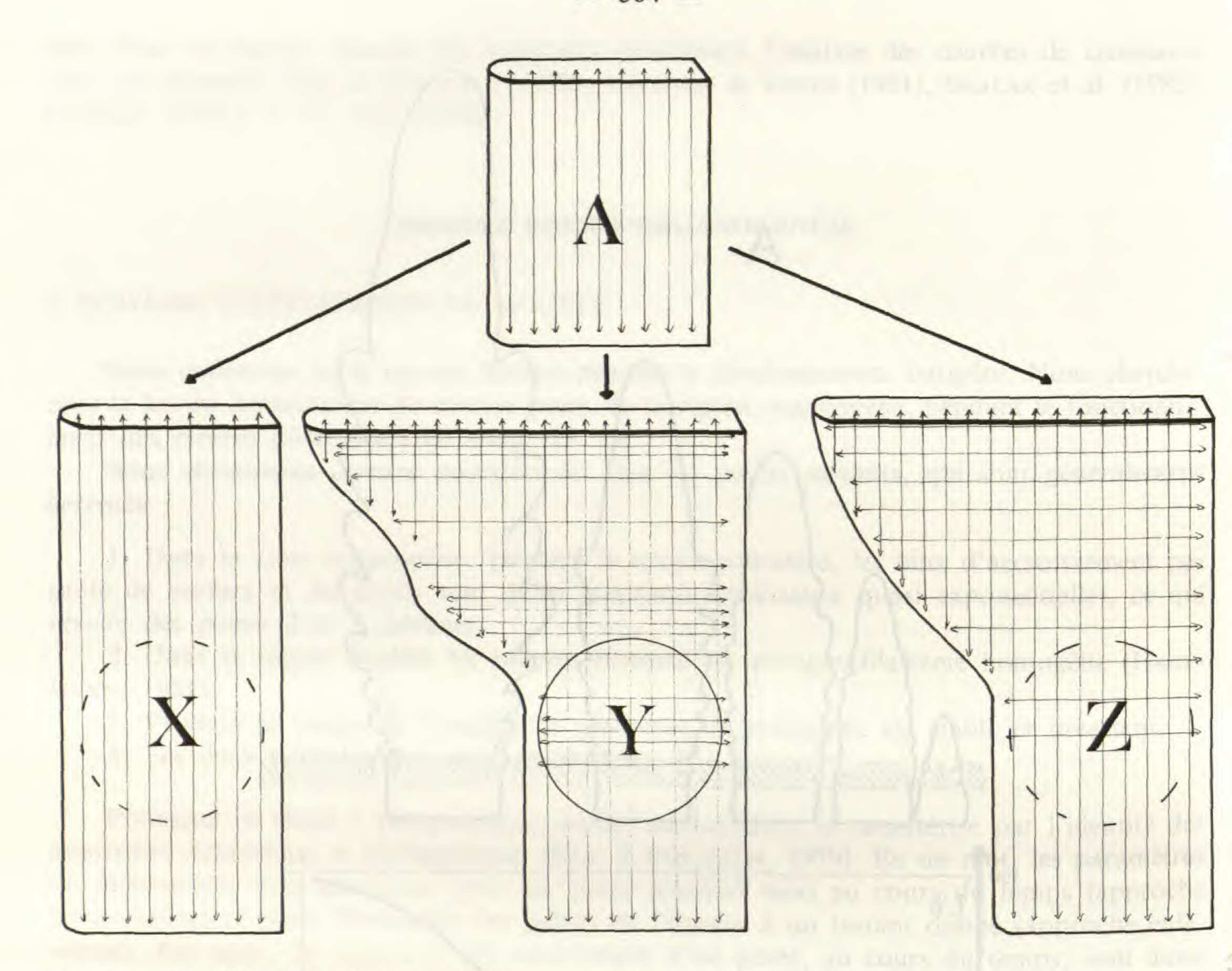
Quand il existe, le centre générateur tel que nous le comprenons, est un lieu au sens géométrique, du phragmoblastème foliaire, situé à une distance fixe (D) ou presque fixe de la base de l'ébauche. C'est, au sens strict, le lieu organogène de la feuille (Pl. 1).

— Il n'est pas constitué de cellules permanentes ; au contraire, il est traversé par un flux de cellules (Pl. 2).

— Son existence se traduit par la naissance périodique de territoires latéraux, chacun d'eux pouvant évoluer vers des formes variées : dents, lobes, folioles, etc. (Pl. 2).



Pl. 1. — **A**, contours de jeunes ébauches de **Lycopus europaeus** L. La zone hachurée est la zone d'application du modèle ; **B**, allongement (L) en fonction du temps chez **Lycopus europaeus**. La durée d'application du modèle est hachurée. (D'après JEUNE, 1983).



Pl. 2. — Illustration schématique du rôle du centre générateur de lobes : **A**, nappe cellulaire (phragmoblastème) d'une demi base d'ébauche s'allongeant régulièrement ; **X** et **Z**, absence de centre générateur, l'extension en surface est régulière ; **Y**, activité rythmique du centre générateur créant les ondulations de la marge.

— Il est absent (virtuel) quand il n'y a pas de périodicité mesurable, qu'il y ait ou non une activité pericline notable, comme dans la feuille entière (Pl. 2).

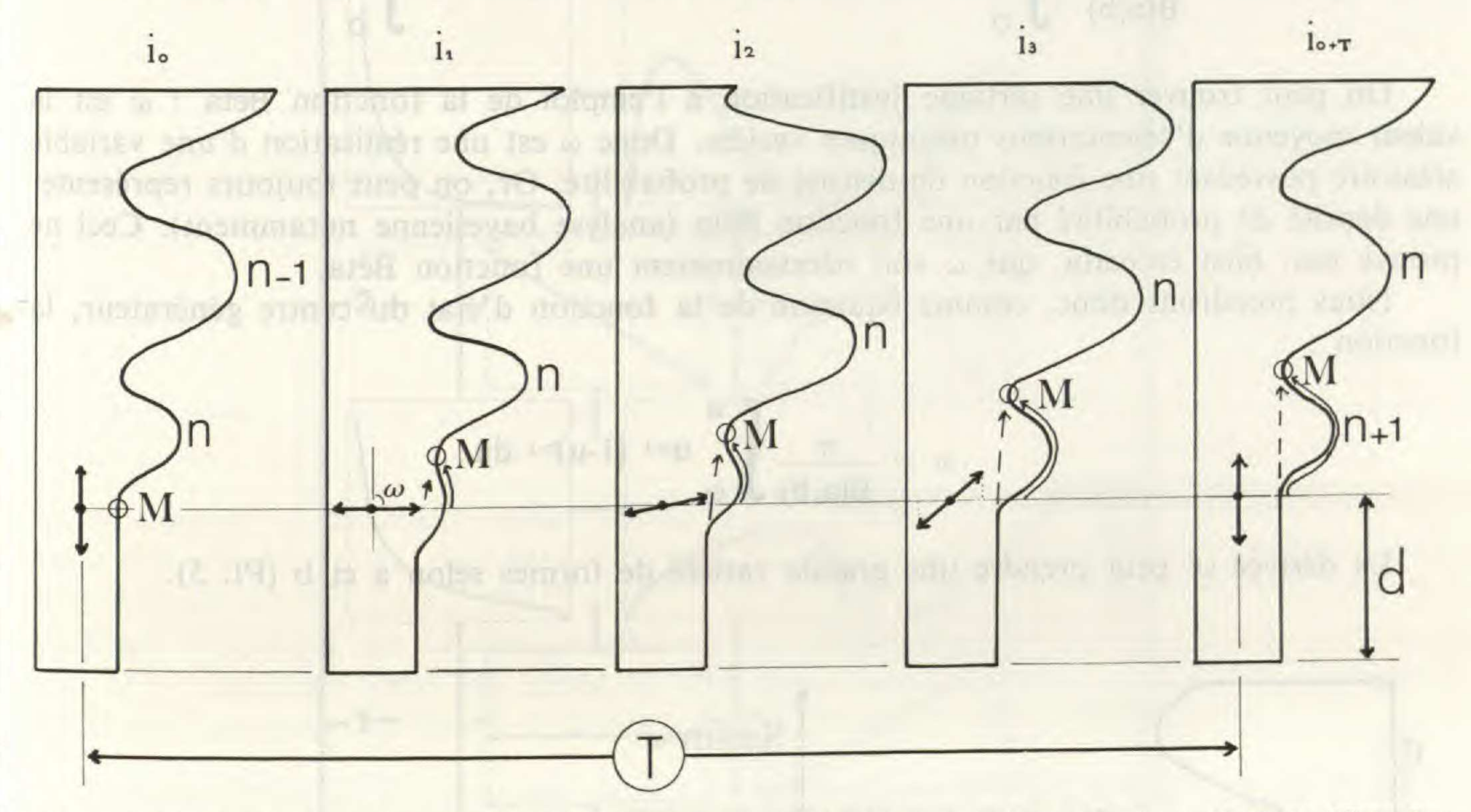
— Il ne fonctionne, en général, que pendant une courte durée, lors de l'allongement exponentiel de l'ébauche (Pl. 1).

— Comme concept, il présente donc un double aspect : c'est un lieu géométrique et c'est un processus biologique périodique. Au même titre qu'un champ de vecteurs, il n'est pas une entité matérielle.

2. Activité périodique (Pl. 3, 4, 5)

Fonctionnellement, la même séquence d'événements se répète, à chaque création d'un élément latéral : il y a, rythmiquement, augmentation du taux de mitoses périclines. Pendant une période du processus, la poussée pericline peut être comprise comme la projection

sur l'axe d'élargissement de l'ébauche d'un segment ayant, à chaque instant, la direction moyenne de l'orientation des mitoses liées à l'activité du centre générateur (Pl. 3).



Pl. 3. — Activité organogénétique pendant un plastochrone de lobe (entre $t_1 = i_o$ et $t_2 = i_o + T$). Dans l'ébauche, la flèche à double sens indique la direction moyenne des mitoses liées au centre générateur. Les images pour $t_1 = i_o$ et $t_2 = i_o + T$ sont superposables. Tout se passe comme si le point M s'était déplacé le long de la trajectoire apparente, fléchée en trait plein (le long de la marge, selon les lignes dites de courant) et non selon la trajectoire réelle en pointillé. Ceci justifie l'emploi d'un système d'équations unique pour les approches spatiales et temporelles. En outre, le système permet la simulation de la silhouette aussi longtemps que les propriétés acquises au passage du centre générateur se conservent.

Appelons ω la direction de l'orientation moyenne de ces mitoses, par rapport à l'axe de symétrie de l'ébauche (Pl. 4), l'élongation péricline sera proportionnelle à $\sin\omega$:

$Y_F = F \sin\omega$ (F est une constante de proportionalité) ; $\sin\omega$ est une fonction du temps définie à $k\pi$ près, caractéristique du mode de fonctionnement du centre générateur. On peut la nommer fonction d'état du centre générateur. Les cas pour lesquels le centre générateur n'est que virtuel correspondent donc aux cas où ω est une constante (absence de périodicité du processus).

Si le temps (t) est mesuré en périodes de fonctionnement et si $u = t - [t]$ ($[t]$ = partie entière de t), ω est alors de la forme :

$$\omega = \pi f(u), \quad \text{avec} \quad 0 < u < 1 \quad \text{et} \quad 0 < f(u) < 1$$

Il est naturel de considérer f(u) comme une fonction définie, continue, monotone et croissante de u. Une famille de courbes est particulièrement bien adaptée à ces besoins : celles des fonctions euleriennes Bêta incomplètes, d'expression :

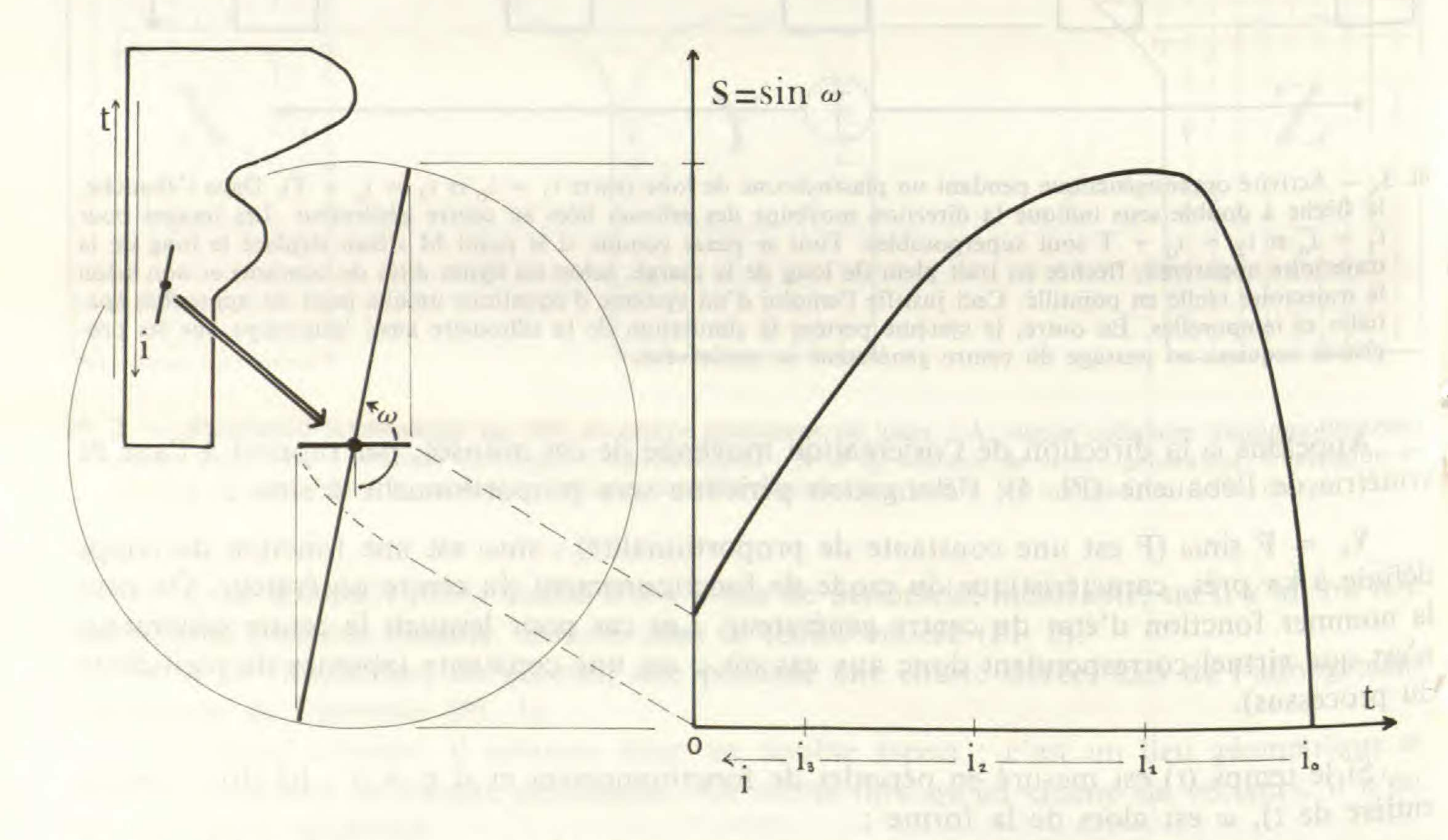
$$B(a,b,u) = \frac{1}{B(a,b)} \int_{o}^{u} u^{a-1} (1-u)^{b-1} \, du \qquad \text{où} \qquad B(a,b) = \int_{o}^{1} u^{a-1} (1-u)^{b-1} \, du$$

On peut trouver une certaine justification à l'emploi de la fonction Bêta : ω est la valeur moyenne d'orientations mitotiques variées. Donc ω est une réalisation d'une variable aléatoire possédant une fonction de densité de probabilité. Or, on peut toujours représenter une densité de probabilité par une fonction Bêta (analyse bayesienne notamment). Ceci ne prouve pas, bien entendu, que ω soit nécessairement une fonction Bêta.

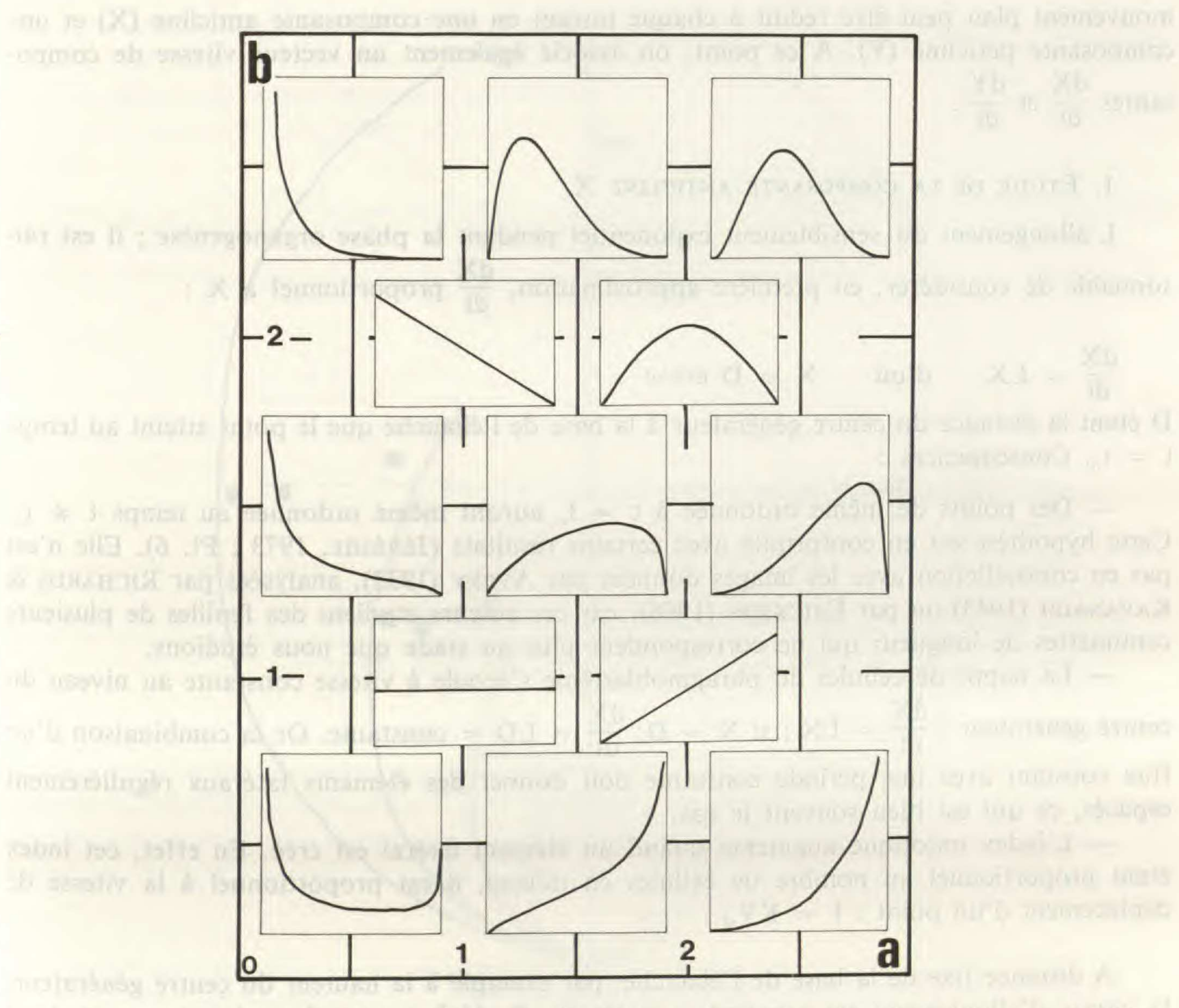
Nous prendrons donc, comme équation de la fonction d'état du centre générateur, la fonction :

$$\omega = \frac{\pi}{B(a,b)} \int_{o}^{u} u^{a-1} (1-u)^{b-1} \, du$$

La dérivée ω' peut prendre une grande variété de formes selon a et b (Pl. 5).



Pl. 4. — Variation de sinω (quantité d'élargissement) au cours d'un plastochrone presque complet. Si le temps t = 0 est celui de l'observation, le temps écoulé depuis l'instant initial i_o est plus important que le temps écoulé depuis l'instant i_1... Le sens du temps est opposé au sens de formation.



Pl. 5. — Quelques formes de la fonction $\frac{\pi}{B(a,b)} u^{a-1} (1-u)^{b-1}$ selon les valeurs a et b. Ces courbes représentent la vitesse angulaire ω' de $\omega = \frac{\pi}{B(a,b)} \int_0^u u^{a-1} (1-u)^{b-1} du$ entre l'instant u = 0 (début d'un plastochrone) et u = 1 (fin du plastochrone, début du suivant).

III. DYNAMIQUE D'UN POINT DU MÉRISTÈME

Un point du limbe suit une trajectoire qui le conduit, au cours de la croissance de l'ébauche, de plus en plus loin de la base, puisque le développement est basipète [1]. Son

1. Nous devons faire attention à ceci : en choisissant comme instant initial le moment de la fixation, nous observons des points de plus en plus âgés en s'éloignant de la base vers le sommet, des points dont l'instant de formation fut de plus en plus précoce (Pl. 4).

mouvement plan peut être réduit à chaque instant en une composante anticline (X) et une composante péricline (Y). A ce point, on associe également un vecteur vitesse de composantes $\frac{dX}{dt}$ et $\frac{dY}{dt}$.

1. Étude de la composante anticline X

L'allongement est sensiblement exponentiel pendant la phase organogenèse ; il est raisonnable de considérer, en première approximation, $\frac{dX}{dt}$ proportionnel à X :

$$\frac{dX}{dt} = LX \qquad \text{d'où} \qquad X = D\, e^{L(t-t_o)}$$

D étant la distance du centre générateur à la base de l'ébauche que le point atteint au temps $t = t_o$. Conséquences :

— Des points de même ordonnée à $t = t_o$ auront même ordonnée au temps $t \neq t_o$. Cette hypothèse est en conformité avec certains résultats (Jérémie, 1973 ; Pl. 6). Elle n'est pas en contradiction avec les images données par Avery (1933), analysées par Richards & Kavanagh (1943) ou par Erickson (1966), car ces auteurs étudient des feuilles de plusieurs centimètres de longueur qui ne correspondent plus au stade que nous étudions.

— La nappe de cellules du phragmoblastème s'écoule à vitesse constante au niveau du centre générateur : $\frac{dX}{dt} = LX$; si $X = D$, $\frac{dX}{dt} = LD =$ constante. Or la combinaison d'un flux constant avec une période constante doit donner des éléments latéraux régulièrement espacés, ce qui est bien souvent le cas.

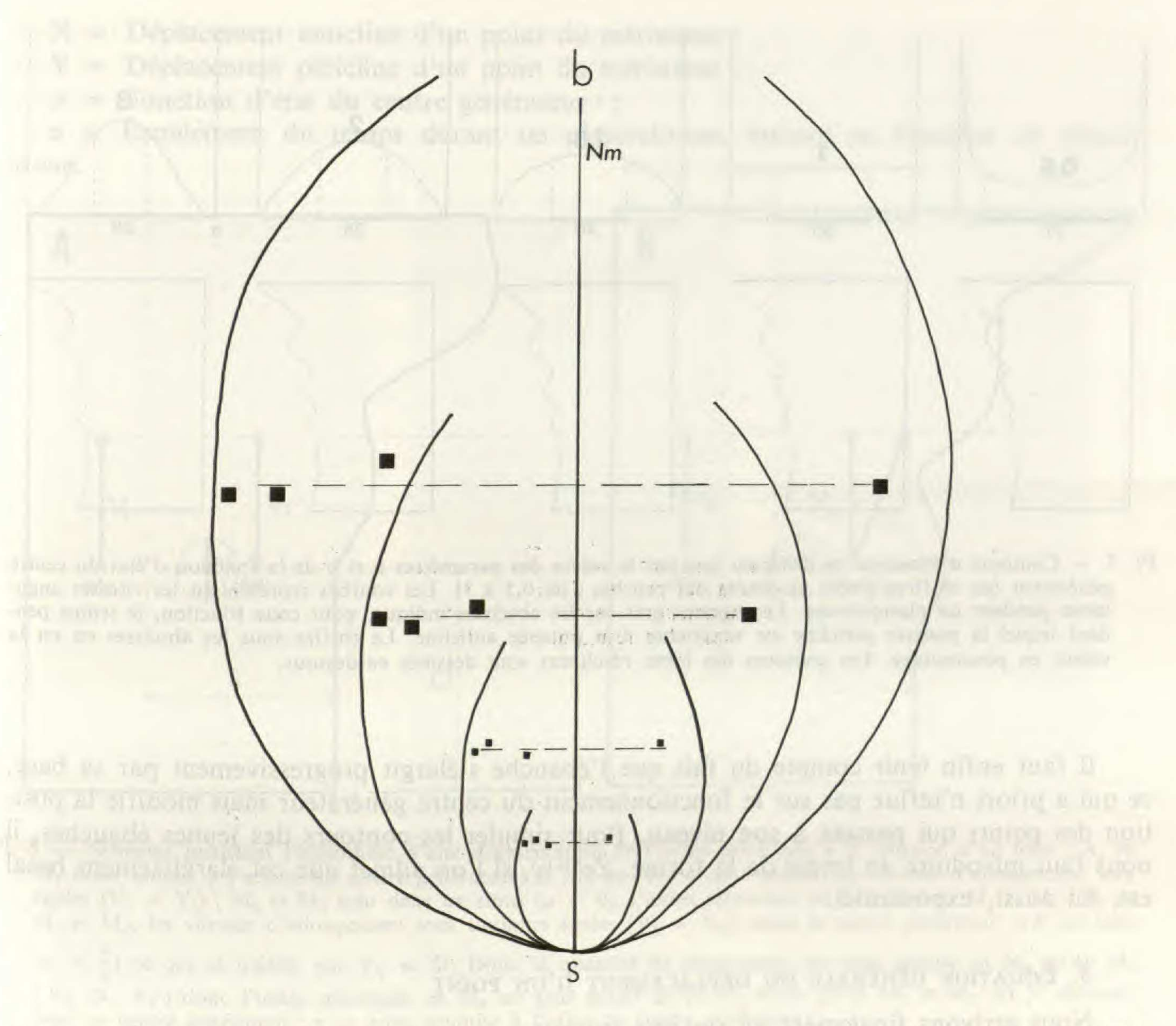
— L'index mitotique augmente quand un élément latéral est créé. En effet, cet index étant proportionnel au nombre de cellules en mitose, il est proportionnel à la vitesse de déplacement d'un point : $I = KV_M$.

A distance fixe de la base de l'ébauche, par exemple à la hauteur du centre générateur, la vitesse d'allongement est constante ; la vitesse de déplacement du point augmente donc lors de la création d'un élément latéral en raison de l'élargissement (Pl. 8).

Si on nomme I_M l'index mitotique du phragmoblastème à la formation d'un lobe et I_m l'index mitotique du phragmoblastème à la formation d'un sinus, on montre aisément que $\frac{I_M}{I_m} \simeq \sqrt{1 + \frac{2FHSM + (FM)^2}{(DL)^2 + (SH)^2}}$; c'est le taux d'augmentation maximum de l'index mitotique au cours d'un plastochrone de lobe (cf. Annexe). F, H, S, M sont des paramètres définis ci-dessous.

2. Étude de la composante péricline Y

En première approximation, l'élargissement est exponentiel, soit $\frac{dY}{dt} = MY$ d'où $Y = Ce^{M(t-t_o)}$. Mais Y dépend de l'état du centre générateur quand le point passe à son niveau, ce dont on tiendra compte en faisant varier C en fonction de $\sin\omega$:

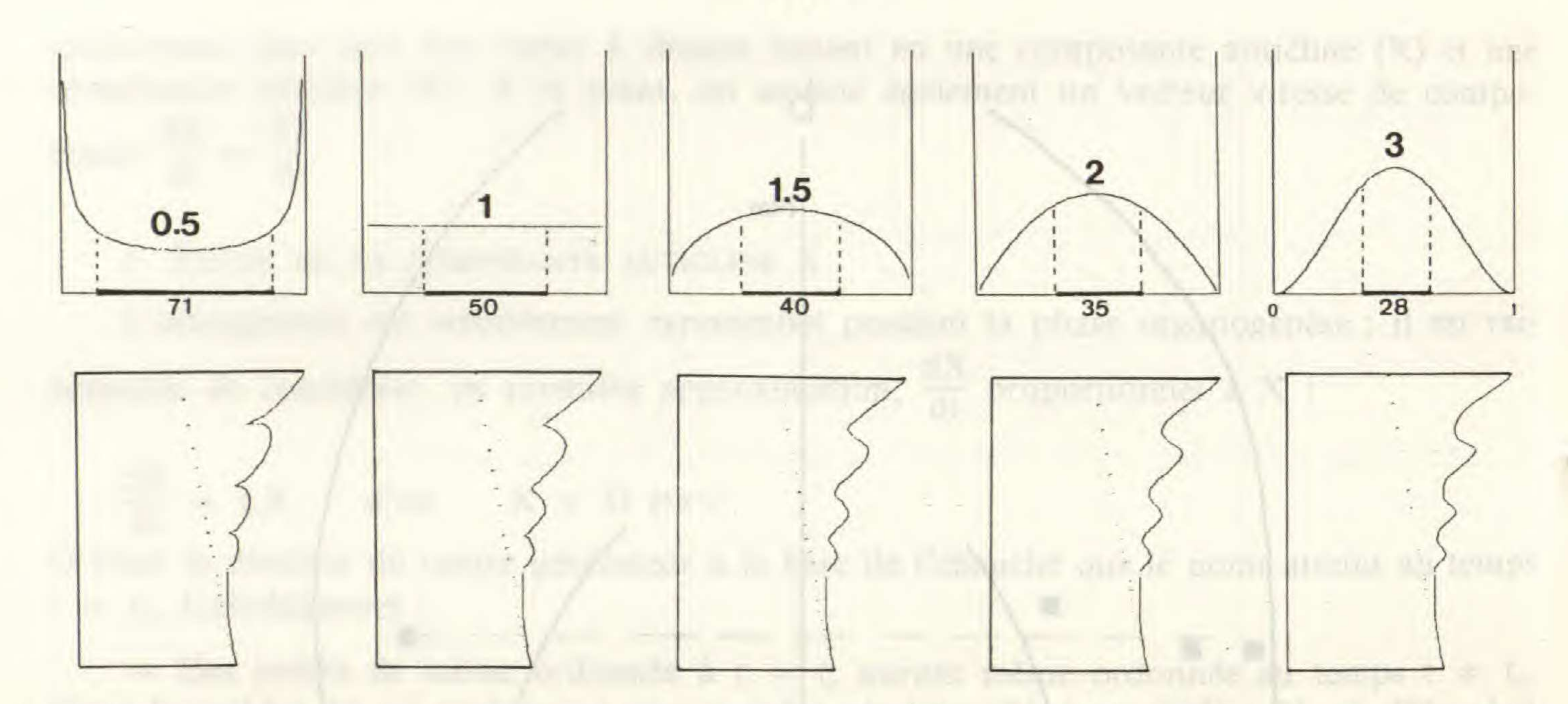


Pl. 6. — Contours successifs d'une jeune ébauche de *Nicotiana tabacum* L. marquée de repères pratiquement alignés. L'alignement des repères n'est pas affecté par la croissance. La longueur passe de 0,2 mm à 1 mm. (Modifié d'après JÉRÉMIE, 1973).

$$C = S + F\sin\omega, \quad \text{d'où} \quad Y = Se^{M(t-t_o)} + F\sin(\omega)e^{M(t-t_o)}, \quad \text{ou encore}$$
$$Y_1 \leqslant Y \leqslant Y_1 + Y_2 \quad \text{avec} \quad Y_1 = Se^{M(t-t_o)} \quad \text{et} \quad Y_2 = Fe^{M(t-t_o)}$$

En Y_1 le point est dans l'axe d'un sinus ; en Y_2 il est dans l'axe d'un élément latéral. Mais, en conservant cette équation, nous aurions $\frac{Y_1 + Y_2}{Y_1} = \frac{S + F}{S}$ = constante, ce qui n'est pas toujours acceptable. Puisque ce rapport peut varier, c'est que les taux d'élargissement dans les lobes et les sinus peuvent être différents, d'où :

$Y = Se^{H(t-t_o)} + F\sin(\omega)e^{M(t-t_o)}$, en appelant H le taux d'élargissement des sinus.



Pl. 7. — Contours d'ébauches ne différant que par la valeur des paramètres a et b de la fonction d'état du centre générateur (en chiffres placés au-dessus des courbes ; de 0,5 à 3). Les courbes représentent les vitesses angulaires pendant un plastochrone. Le segment gras sur les abscisses indique, pour cette fonction, le temps pendant lequel la poussée péricline est supérieure à la poussée anticline. Le chiffre sous les abscisses en est la valeur en pourcentage. Les contours des lobes résultants sont dessinés en-dessous.

Il faut enfin tenir compte du fait que l'ébauche s'élargit progressivement par sa base, ce qui a priori n'influe pas sur le fonctionnement du centre générateur mais modifie la position des points qui passent à son niveau. Pour simuler les contours des jeunes ébauches, il nous faut introduire un terme de la forme $-Ze^{V(t-t_o)}$, si l'on admet que cet élargissement basal est, lui aussi, exponentiel.

3. Équation générale du déplacement d'un point

Nous arrivons finalement au système suivant :

$$X = De^{L(t-t_o)}$$

$$Y = Se^{H(t-t_o)} + F\sin(\omega)e^{M(t-t_o)} - Ze^{V(t-t_o)}$$

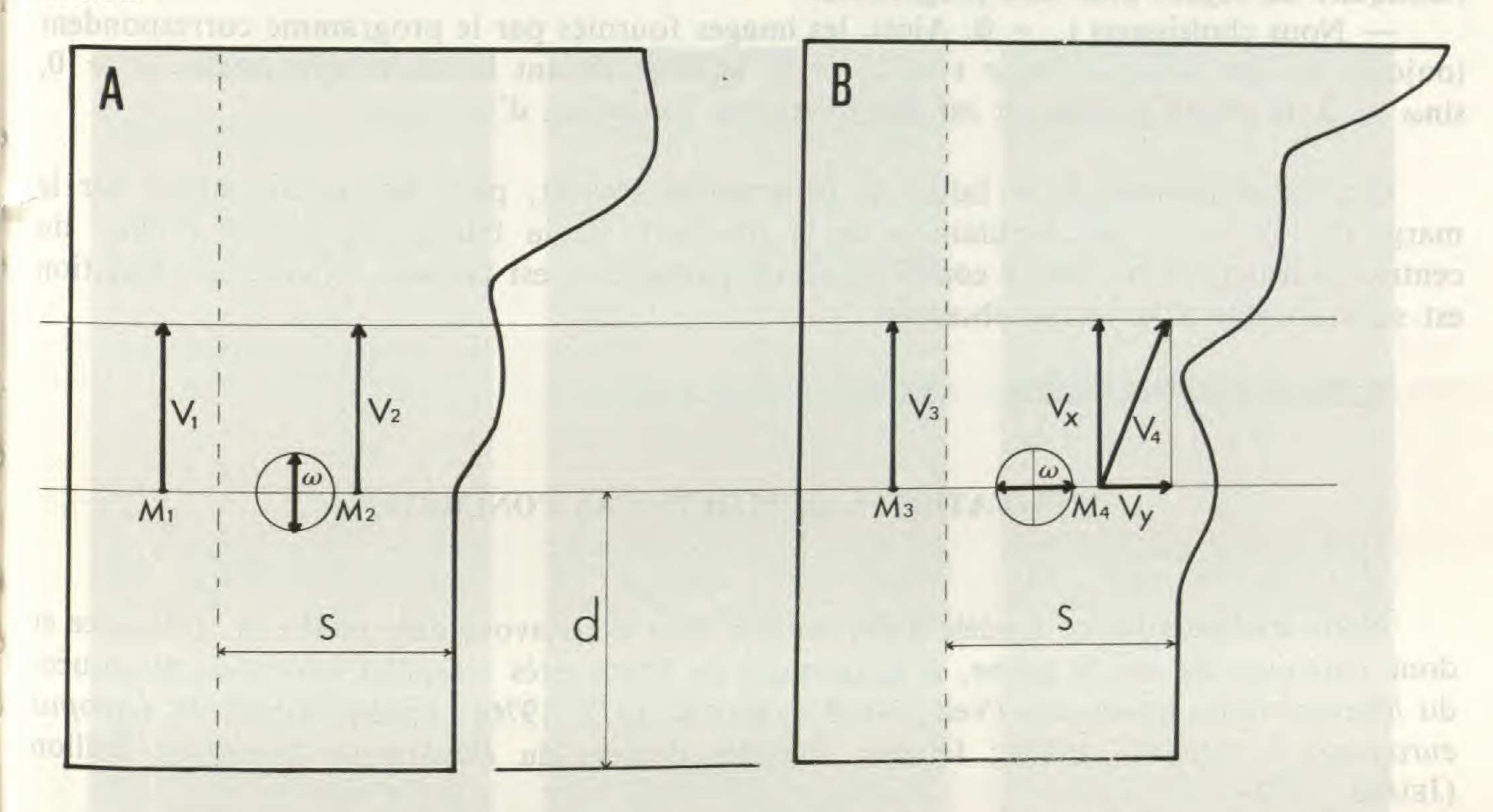
$$\omega = \frac{\pi}{B(a,b)} \int_o^u u^{a-1} (1-u)^{b-1}\, du$$

$$u = t - [t]$$

t est mesuré en périodes de fonctionnement du centre générateur de lobes, c'est-à-dire en plastochrones de lobes. Les paramètres et variables ont les significations suivantes :

D = Distance du centre générateur à la base de l'ébauche ;
F, S et Z = Constantes liées à l'élargissement de l'ébauche ;
L = Taux d'allongement par unité de longueur et de temps ;
V, H, M = Taux d'élargissement par unité de longueur et de temps ;

X = Déplacement anticline d'un point du méristème ;
Y = Déplacement péricline d'un point du méristème ;
ω = Fonction d'état du centre générateur [1] ;
u = Écoulement du temps durant un plastochrone, mesuré en fractions de plastochrone.



Pl. 8. — Schémas justifiant l'hypothèse d'une augmentation de l'index mitotique à la création d'un lobe : **A**, en M_1 (non soumis à l'action du centre générateur) et M_2 (soumis à cette action) les vitesses d'allongement sont égales ($V_1 = V_2$) ; M_1 et M_2 sont dans un sinus ($\omega = 0$), l'index mitotique est le même en M_1 et M_2 ; **B**, en M_3 et M_4, les vitesses d'allongement sont toujours égales ($V_3 = V_X$), mais le centre générateur crée un lobe ($\omega = \frac{\pi}{2}$) ce qui se traduit par $V_Y \neq O$. Donc la quantité de mouvement est plus grande en M_4 qu'en M_3 ($V_4 > V_3$) donc l'index mitotique en M_4 est plus grand qu'en M_3 donc qu'en M_1 et M_2. (d = distance base — centre générateur ; s = zone soumise à l'effet du centre générateur).

4. Réalisation pratique

Il n'est pas difficile de programmer ce genre de fonctions sur les machines à calculer actuelles. Mais, le grand nombre de paramètres permet de multiples combinaisons et rend les applications malaisées. Nous avons adopté les simplifications suivantes :

— Pour ω nous choisissons a = b (activité périodique régulière, symétrique par rapport au maximum et au minimum d'activité), soit : a = b = 0,5 ; 1 ; 1,5 ; 2 ou 3 pour des poussées péricline plus ou moins longues au cours d'un cycle, donc des lobes de silhouette plus ou moins large (Pl. 7).

1. Approche lagrangienne : ω = constante, t = temps.
Approche eulerienne : ω, u et t sont des variables paramétriques.

— Les nervures des lobes (N_2) ne sont pas, en général, orthogonales à la nervure médiane (N_1) de l'ébauche. Nous considérerons alors que le repère xOy peut être oblique. Dans ces conditions : la direction que nous nommons péricline n'est pas nécessairement orthogonale à la direction anticline, c'est la direction de croissance de l'élément latéral ; l'obliquité du repère peut être progressive.

— Nous choisissons $t_o = 0$. Ainsi, les images fournies par le programme correspondent toujours au cas suivant : pour $t = t_o = 0$, passage devant le centre générateur, $\omega = 0$, $\sin\omega = 0$, le centre générateur est dans l'état de formation d'un sinus.

Ces simplifications étant faites, le programme fournit, pour les points choisis sur la marge de l'ébauche, des simulations de la silhouette de la feuille, de part et d'autre du centre générateur. Une bonne combinaison de paramètres est trouvée lorsque la simulation est superposable à la forme observée.

APPLICATION À QUELQUES CAS CONCRETS

Nous appliquerons ce modèle à des feuilles dont nous avons déjà étudié la croissance et dont l'architecture est la même, à la palmure du limbe près : feuilles aériennes disséquées du *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. (JEUNE, 1975, 1976) ; feuilles lobées du *Lycopus europaeus* L. (JEUNE, 1983) ; feuilles juvéniles dentées du *Paulownia tomentosa* Baillon (JEUNE, 1972).

1. Myriophyllum aquaticum

Il n'y a pas de palmure du limbe dans cette espèce. Les équations se simplifient :

$$X = De^{Lt}$$
$$Y = F\sin(\omega)e^{Mt} - Ze^{Vt}$$

Le meilleur contour de lobe est obtenu avec $a = b = 0{,}5$.

Un problème vient du fait que la feuille fixée n'a pas nécessairement ses centres générateurs de lobes dans l'état correspondant à la simulation. Ceci revient à modifier l'origine du temps t_o, ce qui n'affecte pas la valeur des taux de croissance ; par exemple pour X :

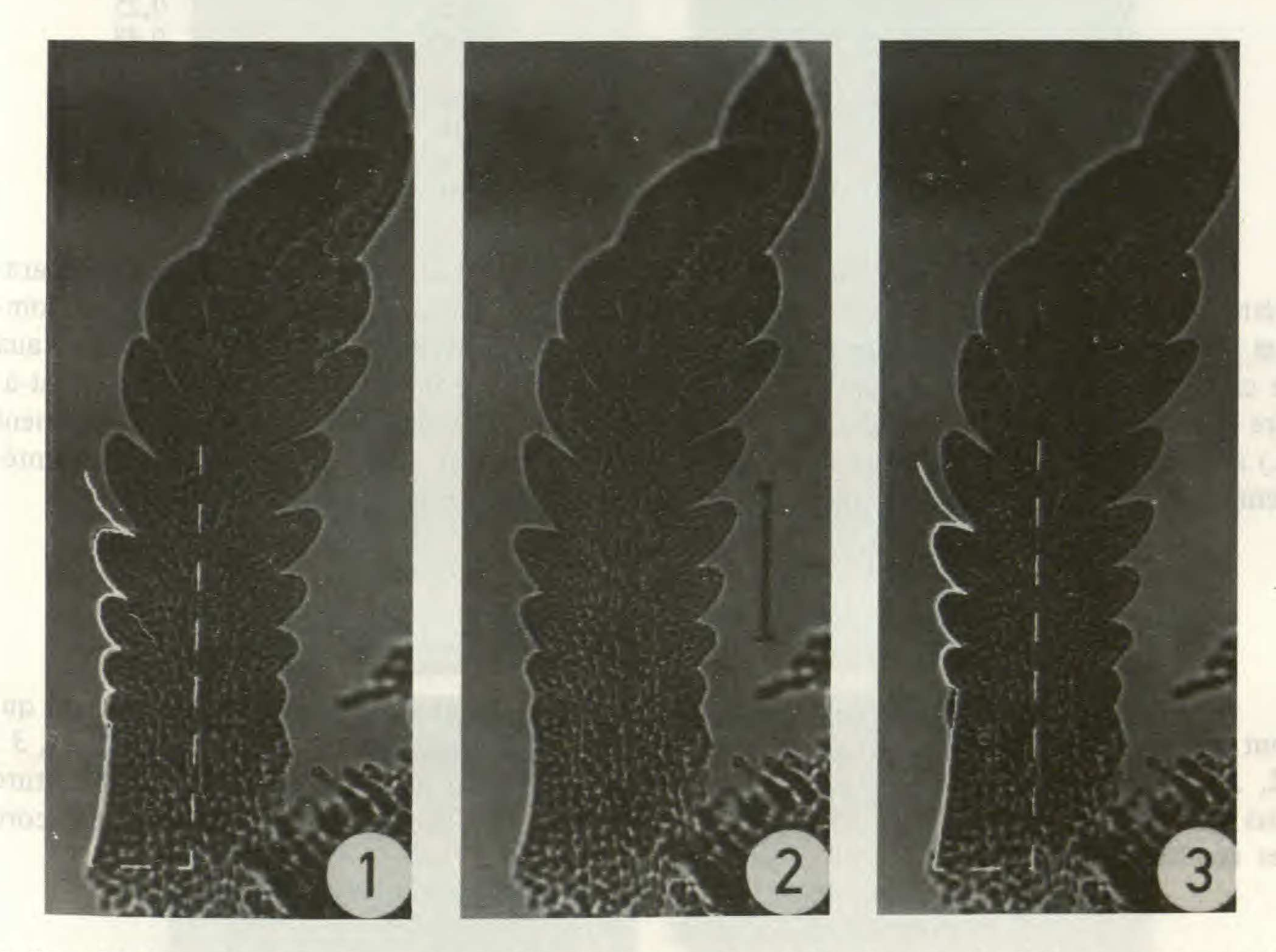
$$X = De^{L(t-t_o)} = De^{-Lt_o}\,e^{Lt} = D'e^{Lt}$$

Seules les valeurs D, F, S sont modifiées, ce qui a peu d'importance : sur l'ébauche étudiée, par exemple, 2 très bons contours peuvent être simulés en tenant compte, ou non, du lobe en formation (Pl. 9, *1-3*). Les paramètres sont : $L = 0{,}21$; $V = 0{,}17$; $M = 0{,}4$ et [$D_1 = 95$; $F_1 = 6$] ou [$D_3 = 120$; $F_3 = 10$].

L'estimation de l'augmentation de l'index mitotique est, bien sûr, liée au choix :

$$I_1 = \frac{I_{M1}}{I_{m2}} = 1{,}007 \qquad \text{et} \qquad I_3 = \frac{I_{M3}}{I_{m3}} = 1{,}013$$

L'écart I_3-I_1 reste toutefois ici fort faible (0,6 %).



Pl. 9. — **Myriophyllum aquaticum** : **1**, ébauche avec superposition de la silhouette simulée en tenant compte du plus jeune lobe ; **2**, ébauche seule ; **3**, *idem* 1, sans tenir compte du plus jeune lobe. (Le trait d'échelle représente 100 μm).

2. Lycopus europaeus

Nous choisissons trois ébauches de longueurs différentes pour étudier l'initiation, respectivement, des lobes apicaux, médians et basaux, car une particularité des feuilles de cette espèce est d'être plus découpées à leur base qu'à leur sommet. Nous avons été conduit (Jeune, 1983) à admettre que le taux d'allongement à la base de l'ébauche devait augmenter au cours du temps.

Les feuilles sont palmées et la forme des lobes s'accomode bien des valeurs a = b = 1. Les meilleures combinaisons de paramètres pour chacune des ébauches sont données dans le tableau ci-dessous.

Taux de croissance	Types de lobes créés		
	Apicaux (Pl. 10, *1*)	Médians (Pl. 10, *3*)	Basaux (Pl. 11, *1* ; 13, *A*)
L	0,27	0,29	0,32
M	0,43	0,45	0,48
V	0,2	0,25	0,25
H	0,15	0,45	0,48
Distances (μm)			
D	150	100	105
S	25	10	15
F	5	6	10
Angle N_1-N_2	50°	65°	75°

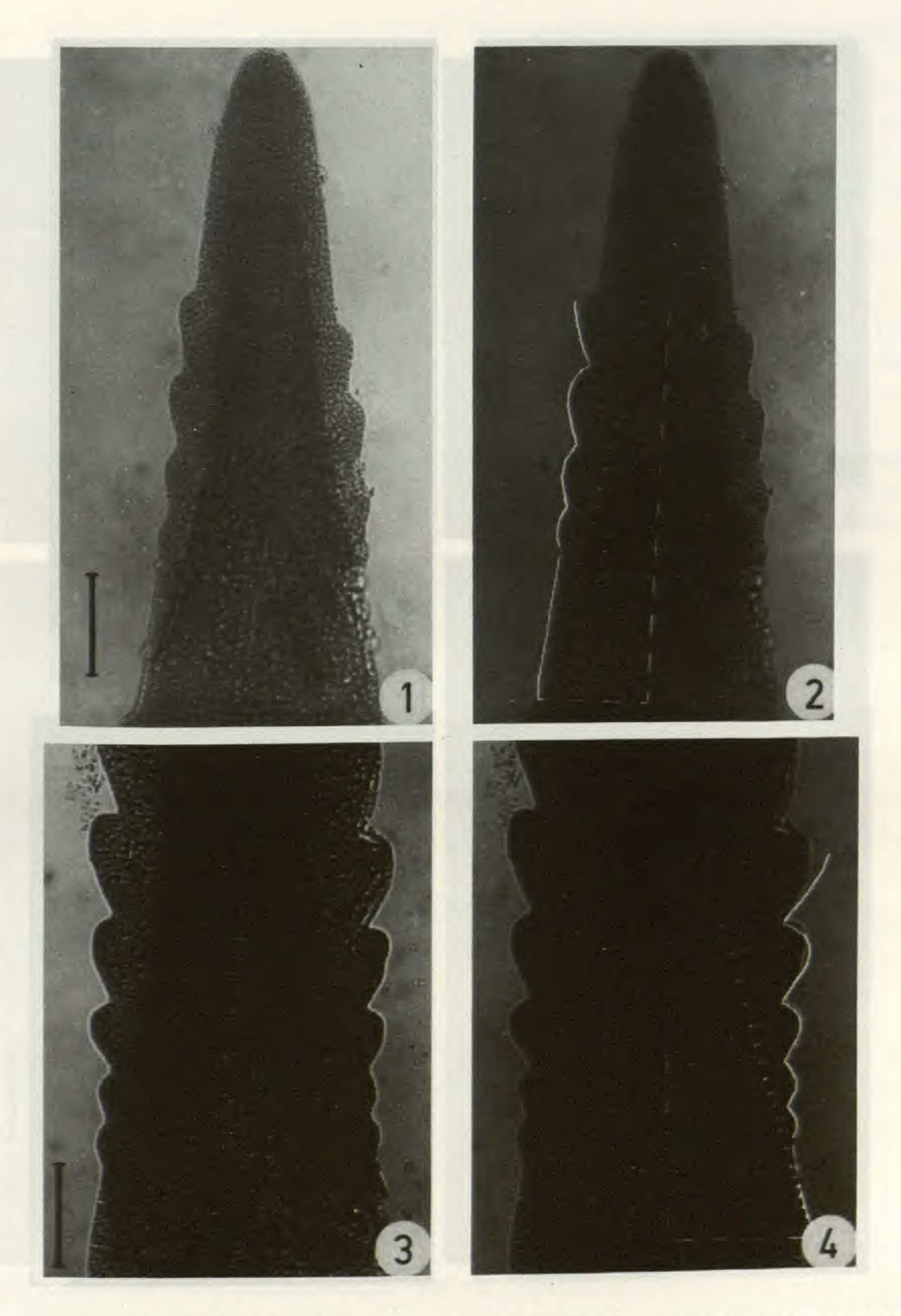
Nous avons vu, à propos du *Myriophyllum*, qu'il est hasardeux de comparer les paramètres de distances. La comparaison des angles montre une ouverture progressive du sommet vers la base, conforme aux observations des feuilles adultes. La comparaison des taux de croissance ne peut se faire qu'en admettant que l'échelle des temps est la même, c'est-à-dire que le plastochrone de lobe est invariant. Sous cette hypothèse, le taux d'allongement (L) augmente, des lobes apicaux aux lobes basaux, ce qui est conforme à nos résultats antérieurs. On constate également une augmentation des taux d'élargissement (M, V, H).

3. Paulownia tomentosa

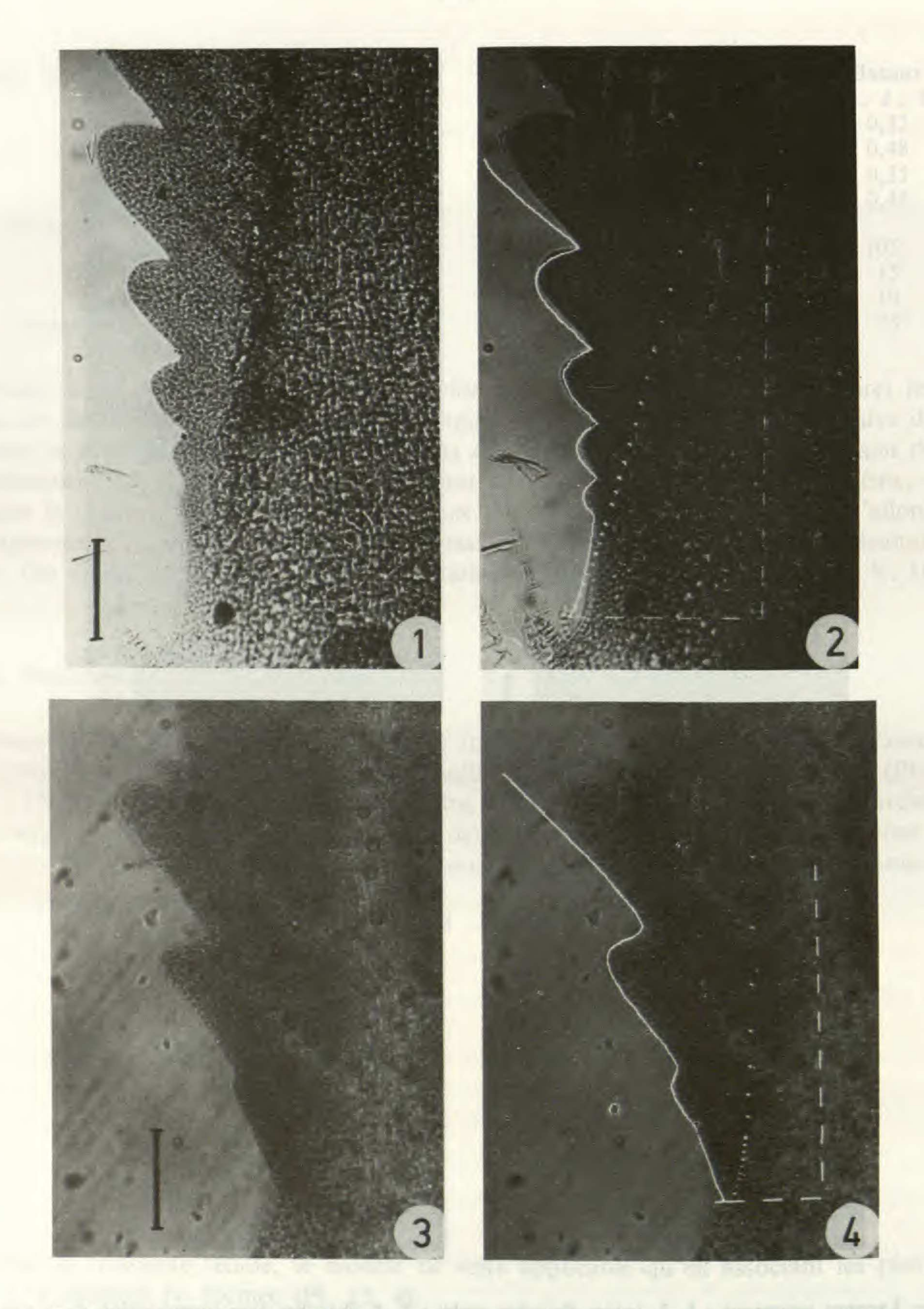
Nous avons choisi trois ébauches : deux formées au quatrième nœud de la plantule, qui sont comparables par leur architecture aux feuilles de *Myriophyllum* et de *Lycopus* (Pl. 11, *3* ; 12, *1* ; 13, *B, C*) et une ébauche de rang plus élevé (née au huitième nœud), d'architecture plus complexe (Pl. 12, *3* ; 13, *D*). Pour les deux premières feuilles, le modèle donne encore des résultats acceptables avec les combinaisons de paramètres du tableau ci-dessous.

Paramètres de la loi B			
a,b	1,5	2	2
Taux de croissance			
L	0,70	0,75	0,3
M	1,30	1,00	0,6
V	0,15	0,15	0,25
H	0,40	0,65	0,4
Distances (μm)			
D	70	40	130
F	7	9	6
S	50	50	6
Angle N_1-N_2	50°	80°	75°

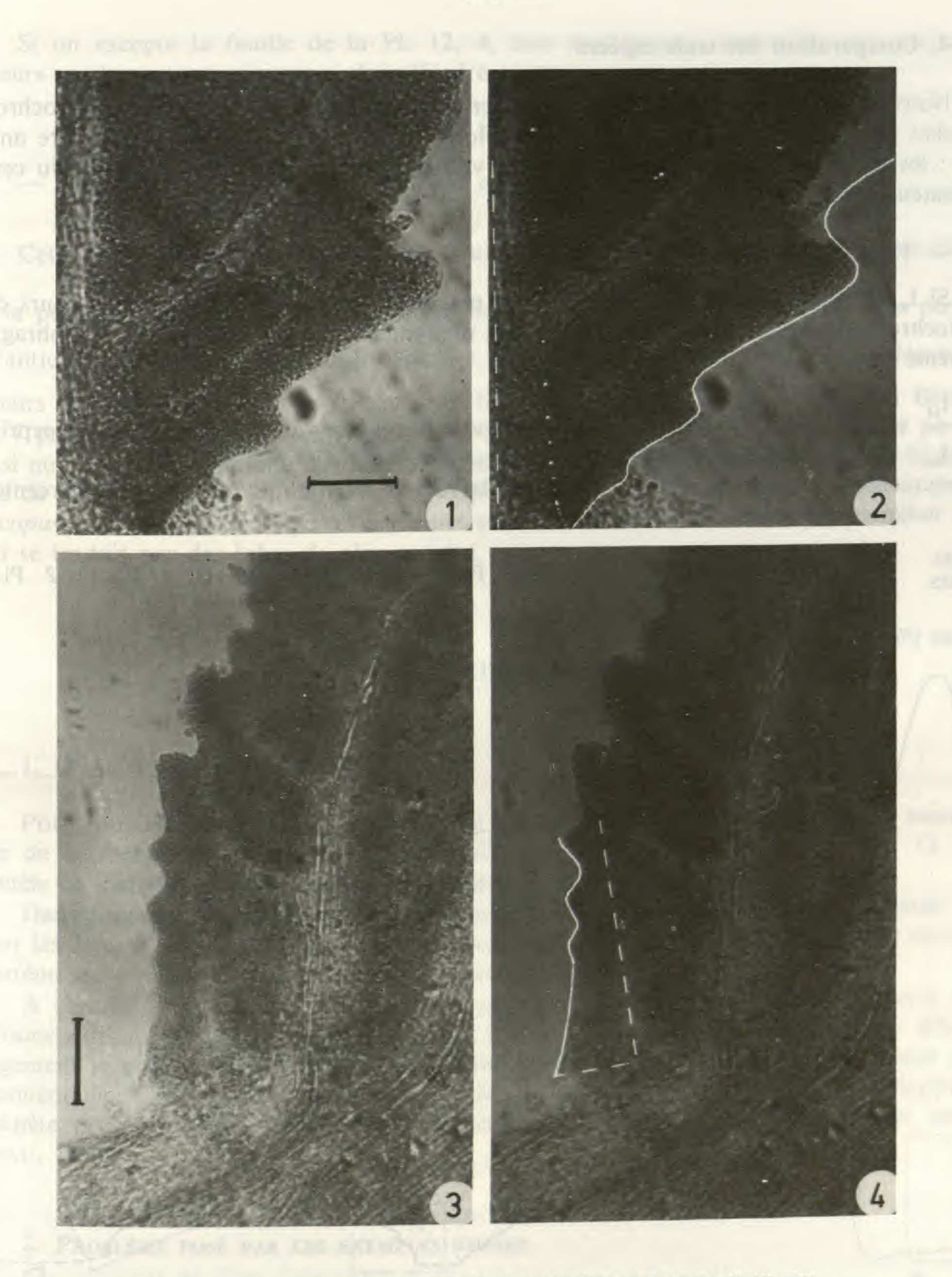
Pour la troisième feuille, le modèle ne reste applicable qu'en associant les plus jeunes lobes à la dernière N_2 formée (Pl. 12, *4*).



Pl. 10. — **Lycopus europaeus** : **1, 3,** jeunes ébauches seules ; **2, 4,** ébauches avec superposition de la simulation. (Échelle : 100 μm).



Pl. 11. — **1, 2, Lycopus europaeus ; 3, 4, Paulownia tomentosa**. (Mêmes explications que pour la Pl. 10).



Pl. 12. — **Paulownia tomentosa** (mêmes explications que pour la Pl. 10).

4. Comparaison des trois espèces

Nous ne pouvons pas comparer directement les taux de croissance car les plastochrones de lobes sont probablement très différents selon l'espèce. Deux choses peuvent être analysées : les variations d'index mitotique et les variations de la fonction d'état (ω) du centre générateur.

— Variations d'index mitotique

Si I_m et I_M sont les valeurs minimum et maximum de l'index mitotique au cours d'un plastochrone de lobe, l'estimation de son taux d'augmentation pour l'ensemble du phragmoblastème sera :

$\frac{I_M}{I_m} \simeq \sqrt{1 + \frac{2FSHM + (FM)^2}{(DL)^2 + (SH)^2}}$ dont la valeur relative $\Delta = \frac{I_M - I_m}{I_m}$ peut être exprimée en pourcentage. Pour les feuilles analysées, les écarts maximums calculés en pourcentages sont indiqués ci-dessous.

Planches analysées	Pl. 9, *1*	Pl. 9, *3*	Pl. 10, *2*	Pl. 10, *4*	Pl. 11, *2*	Pl. 11, *4*	Pl. 12, *2*	Pl. 12,
Écarts maximums (%)	0,7	1,3	0,6	1,8	3,8	7,7	15,8	1,0

Pl. 13. — Contours des ébauches figurées précédemment ; la partie photographiée est indiquée dans le cadre. Correspondances : **A** = Pl. 11, *1* ; **B** = Pl. 11, *3* ; **C** = Pl. 12, *1* ; **D** = Pl. 12, *3*).

Si on excepte la feuille de la Pl. 12, *4*, non exactement comparable aux autres, les valeurs se classent, en moyenne, dans l'ordre suivant :

$$\Delta \text{ Myriophyllum} < \Delta \text{ Lycopus} < \Delta \text{ Paulownia}$$

— *Variations de la fonction d'état du centre générateur*

Cette fonction $\omega = \frac{\pi}{B(a,b)} \int_o^u u^{a-1} (1-u)^{b-1} du$ permet de connaître la durée relative de la poussée péricline liée à la formation de chaque lobe. La croissance est plus péricline qu'anticline pour toute valeur de ω comprise entre $\frac{\pi}{4}$ et $\frac{3\,\pi}{4}$. Cette durée relative dépend des valeurs des paramètres a et b et peut être lue dans une table de la distribution Bêta. La Pl. 7 présente pour différentes valeurs de a et b les durées relatives de la poussée péricline ainsi que la forme résultante des lobes. On constate que la durée relative passe de 71 centièmes de plastochrone de lobe pour le *Myriophyllum* (a = b = 0,5) à 50 centièmes pour le *Lycopus* (a = b = 1) et à 35 à 40 centièmes pour le *Paulownia* (a = b = 2 ; a = b = 1,5) ; ceci se traduit par des lobes de plus en plus aigus et de moins en moins étendus.

CONCLUSIONS

1. Qualité des simulations

Pour tous les exemples choisis, sauf une feuille, le modèle fournit une image assez précise de la région organogène. Pour la feuille de rang élevé de *Paulownia* (Pl. 12, *3*) le modèle ne s'applique qu'au secteur organogène associé à la dernière N_2 formée.

Dans tous les cas, la simulation est bonne au niveau du centre générateur, mais aussi pour les 2 ou 3 lobes plus âgés, ce qui implique que les propriétés acquises par le phragmoblastème au passage devant le centre générateur se conservent un certain temps.

A contrario, les propriétés de la zone organogène ne se conservent pas au-delà d'une certaine distance du centre générateur. Dans tous les cas, le profil simulé finit par déborder largement le profil réel (Pl. 9-12). La croissance, en chaque point, cesse rapidement d'être exponentielle. C'est un fait bien établi que les tissus d'une jeune ébauche à développement basipète présentent un gradient de différenciation croissant, de la base vers leur sommet (Esau, 1977).

2. Problème posé par les exemples choisis

Les feuilles analysées diffèrent par le degré de palmure de leur limbe (= hyperfoliarisation, Cusset, 1970). Une question qui nous paraît importante est suggérée par la comparaison des paramètres estimés : quel est le lien entre la palmure, les variations de l'index mitotique

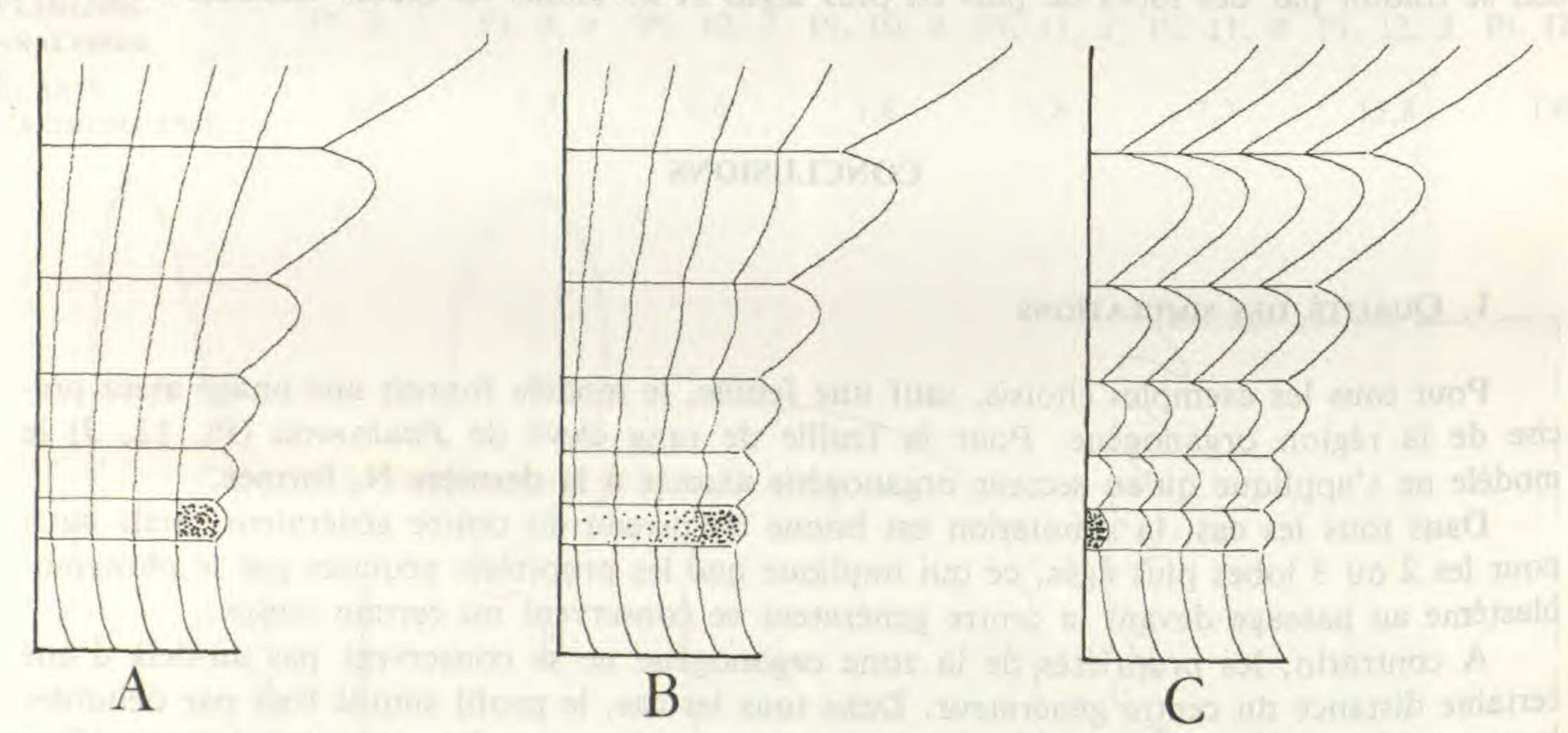
et la durée relative de la poussée péricline initiatrice des lobes ? Les résultats incitent à supposer un équilibre : dans le *Paulownia*, une durée relative brève s'accompagne d'une forte augmentation de l'index mitotique et de la palmure. Inversement, dans le *Myriophyllum*, une poussée péricline de longue durée ne nécessite pas d'augmentation d'index mitotique pour produire un lobe, et la palmure est réduite. Il y a peut-être ici un moyen d'expliquer le passage des feuilles découpées aux feuilles entières (et l'inverse).

3. Limites et avantages du modèle

Il ne s'applique qu'à une région limitée de l'ébauche, pendant une durée limitée et seulement pour les feuilles à développement basipète et possédant des centres générateurs ; il ne permet pas de connaître la distance à la marge ni l'étendue du centre générateur (Pl. 14).

Le modèle est donc compatible avec l'hypothèse du méristème marginal, pourvu que celui-ci fonctionne par fractionnement rythmique en un lieu fixe (Hagemann, 1984).

De plus, il faut s'assurer, avant d'appliquer le modèle, que la feuille étudiée n'est pas du type *Castanea*, feuille dont les éléments latéraux sont formés quasi simultanément, ce qui est contraire aux hypothèses sous-jacentes du modèle.



Pl. 14. — Représentation schématique, pour une même silhouette, de 3 localisations possibles du centre générateur : **A**, marginal ; **B**, de la marge à l'axe ; **C**, proche de l'axe.

Toutefois ce modèle présente les avantages suivants :

— Dans son domaine de validité, ses paramètres ont une signification biologique : taux de croissance, longueurs, angles, périodes.

— L'estimation des paramètres importants de la croissance peut se faire sur chaque ébauche, permettant pour chaque espèce une étude fine de la croissance.

— Il donne une indication sur la complexité architecturale de la feuille par l'étendue de la zone où il s'applique.

Aussi limité et réductionniste soit-il, ces raisons suffisent à justifier l'utilisation ultérieure de ce type de modèle et son extension aux autres types de croissance foliaire dans lesquels des centres générateurs de lobes interviennent. A la limite, on pourrait même envisager une extension du modèle aux apex des tiges, par l'emploi de coordonnées cylindriques.

Nous n'oublions pas, cependant, qu'un modèle créé pour s'ajuster à des données empiriques n'a pas une valeur théorique très grande dans la mesure où d'autres équations pourraient certainement fournir d'aussi bons résultats. La seule nécessité est ici l'utilisation d'exponentielles, fonctions inévitables dans les problèmes de croissance. Aussi, parallèlement à cette étude, nous développons actuellement un modèle reposant sur des produits et non plus sur des sommes d'exponentielles. Nous pourrons alors choisir celui des deux dont la valeur théorique est la plus élevée, c'est-à-dire celui dont l'application s'accordera avec le plus grand nombre d'observations.

REMERCIEMENTS : G. CUSSET, R. RUTISHAUSER et R. SATTLER ont bien voulu relire ce manuscrit. Grâce à leurs remarques, le texte a beaucoup gagné en rigueur et en clarté.

BIBLIOGRAPHIE

AVERY, G. S., 1933. — Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20 : 565-592.

CAUSTON, D. R. & VENUS, J. C., 1981. — *The biometry of plant growth*. Arnold, London, 307 p.

CUSSET, G., 1970. — Remarques sur les feuilles de Dicotylédones. *Boissiera* 16 : 1-210.

DALE, J. E., 1982. — *The growth of leaves. Studies in Biology* n° 137. Arnold, London, 1 vol., 60 p.

ERICKSON, R. O., 1966. — Relative elemental rates and anistropy of growth in area : a computer programme. *Journal of Exp. Bot.* 17 : 390-403.

ERICKSON, R. O., 1976. — Modeling of plant growth. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 27 : 404-434.

ESAU K., 1977. — *Anatomy of seed plants.* Wiley and Sons, 1 vol., 550 p.

GANDAR, P. W., 1983*a*. — Growth in root apices. I. The Kinematic description of growth. *Bot. Gaz.* 144 (1) : 1-10.

GANDAR, P. W., 1983*b*. — Growth in root apices. II. Deformation and rate of deformation. *Bot. Gaz.* 144 (1) : 11-19.

HAGEMANN, W., 1982. — Vergleichende Morphologie und Anatomie. Organismus und Zelle, its eine Synthese möglich ? *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 95 (8) : 45-56.

HAGEMANN, W., 1984. — Morphological aspects of leaf development in ferns and angiosperms. *In* WHITE & DICKINSON, *Contemporary problems in plant anatomy* : 301-349. Academic press, London.

JÉRÉMIE, J., 1973. — *Recherches sur la croissance foliaire du Nicotiana tabacum L.* Thèse 3ᵉ cycle, Paris, 1 vol. ronéo., 110 p.

JEUNE, B., 1972. — Observations et expérimentations sur les feuilles juvéniles du Paulownia tomentosa H. Bn. *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 215-230.

JEUNE, B., 1975. — Croissance des feuilles aériennes de Myriophyllum brasiliense Camb. *Adansonia*, ser. 2, 15 : 257-271.

JEUNE, B., 1981. — Modèle empirique du développement des feuilles de dicotylédones. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 3, section B, *Adansonia* : 433-459.

JEUNE, B., 1983. — Croissance des feuilles de Lycopus europaeus L. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 58 : 253-266.

MAKSYMOWYCH, R., 1973. — *Analysis of leaf development*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 110 p.

RICHARDS, O. W. & KAVANAGH, A. J., 1943. — The analysis of the relative growth gradients and changing form of growing organism : Illustrated by the tobacco leaf. *The American naturalist* 77 : 385-399.

SILK, W. K., 1984. — Quantitative description of development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35 : 479-518.

SILK, W. K. & ERICKSON, R. O., 1979. — Kinematics of plant growth. *J. Theor. Biol.* 76 : 481-501.

SKALAK, R., DASGUPTA, G., MOSS, M., OTTEN, E., DULLEMEIJER, P. & WILMANN, H., 1982. — Analytical description of growth. *J. Theor. Biol.* 94 : 555-577.

WILLIAMS, R. F., 1975. — *The shoot apex and leaf growth*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 256 p.

ANNEXE

ESTIMATIONS DES VARIATIONS D'INDEX MITOTIQUE

Soit D la distance séparant 2 points A et B au temps t. Quand $t \to t + dt$, $D \to D + dD$. Soient n le nombre de cellules entre A et B et λ la longueur moyenne d'une cellule au temps t : $D = \lambda n$. Si l'augmentation du nombre de cellules entre t et t + dt est dn, alors $dD = \lambda dn$ d'où : $\frac{dD}{dt} = \lambda \frac{dn}{dt}$.

Or, l'augmentation du nombre de cellules entre A et B par unité de temps $\left(\frac{dn}{dt}\right)$ est proportionnelle au nombre de cellules en mitoses (n_M) entre A et B : $\frac{dn}{dt} = kn_M$. Si on appelle index mitotique (I) la fréquence des cellules en division, $I = \frac{n_M}{n}$, alors $\frac{dn}{dt} = knI$ d'où $\frac{dD}{dt} = \lambda knI$; mais $\lambda n = D$, donc $\frac{dD}{dt} = kDI$.

Si nous nous plaçons à distance (D) fixe, on a $\frac{dD}{dt} = K'I$.

A distance constante de A, la vitesse d'éloignement d'un point au temps t est proportionnelle à l'index mitotique.

Considérons une ébauche dont l'élargissement à la base est négligeable, ce qui n'affecte en rien les processus d'organogenèse intrafoliaire. Nous avons, pour tout point M(X,Y) :

$$X = De^{Lt}$$
$$Y = Se^{Ht} + F\sin(\omega)e^{Mt}$$

$$\text{donc : } \frac{dX}{dt} = LDe^{Lt} \text{ et } \frac{dY}{dt} = SHe^{Ht} + FM\sin(\omega)e^{Mt}$$

($\sin\omega$ est une constante pour chaque point).

Au niveau du centre générateur t = 0, donc $\frac{dX}{dt} = LD$ et $\frac{dY}{dt} = SH + FM\sin\omega$. Pour M_1 situé dans un sinus, $\sin\omega = 0$ donc : $\frac{dX}{dt} = LD$; $\frac{dY}{dt} = SH$. Pour M_2 dans l'axe d'un lobe, au contraire, $\sin\omega = 1$, d'où : $\frac{dX}{dt} = LD$ et $\frac{dY}{dt} = SH + FM$.

Les vitesses d'éloignement de M_1 et M_2 sont respectivement :

$$V_2 = \frac{dD2}{dt} = \sqrt{(LD)^2 + (SH + FM)^2} \quad \text{et} \quad V_1 = \frac{dD1}{dt} = \sqrt{(LD)^2 + (SH)^2} \text{ d'où :}$$

$\sqrt{(LD)^2 + (SH + FM)^2} = kI_2D_2$ et $\sqrt{(LD)^2 + (SH)^2} = kI_1D_1$.

D_1 et D_2 ne sont pas strictement identiques puisque les vecteurs V_2 et V_1 ne sont pas strictement parallèles. On a en effet $\alpha_1 = \text{Arctg}\left(\frac{LD}{SH}\right)$ et $\alpha_2 = \text{Arctg}\left(\frac{LD}{SH + FM}\right)$.

$\frac{V_2}{V_1} = \sqrt{1 + \frac{2FMSH + (FM)^2}{(LD)^2 + (SH)^2}} = \frac{I_2D_2}{I_1D_1} \simeq \frac{I_2}{I_1}$. si $\alpha_1 \simeq \alpha_2$ ce qui est raisonnable, compte tenu du faible développement des lobes pendant le plastochrone de leur initiation.

Ainsi, $\frac{V_2}{V_1}$ fournit une estimation, légèrement par excès, du rapport $\frac{I_2}{I_1}$. Il s'agit bien sûr d'une estimation moyenne pour l'ensemble de la zone organogène. Au niveau du centre générateur seul, l'estimation serait $\frac{I_2}{I_1} = \frac{\nabla.V_2}{\nabla.V_1}$, $\nabla.V$ étant la divergence du vecteur vitesse V.